BEITRÄGE ZUR KENNTNIS

DER

ENTWICKLUNG DER GESCHLECHTSORGANE

EINIGER CESTODEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

UNIVERSITÄT ROSTOCK

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTORWÜRDE

VORGELEGT VON

FERDINAND SCHMIDT

AUS DORPAT.

MIT ZWEI TAFELN.

LEIPZIG

WILHELM ENGELMANN

1888.

Referent: Prof. Dr. M. Braun.

(Sep.-Abdr. aus Zeitschr. f. w. Zoologie. XLVI. Bd.)

Die Cestoden und speciell die den Menschen und die Hausthiere bewohnenden Arten waren seit langer Zeit Objekte eingehender anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Studien. Der neueren Zeit aber war es erst vorbehalten, Dank den vollkommeneren Untersuchungsmethoden, eine einigermaßen befriedigende Kenntnis der Anatomie dieser interessanten Thierformen zu begründen, während die Entwicklungsgeschichte auch noch augenblicklich nur erst bei den wenigsten Arten bekannt ist, und zwar nur die Entwicklungsgeschichte in den allgemeinsten Zügen, die Metamorphose, die auch aus praktischen Gründen höchstes Interesse beansprucht. Die Entwicklung der einzelnen Organe und Organsysteme des ausgebildeten Thieres wurde in der Regel nur beiläufig berührt; in dieser Hinsicht harren die meisten Fragen noch der Lösung.

Die Untersuchungen, deren Resultate in vorliegender Arbeit der Öffentlichkeit übergeben werden, haben die Entwicklung der Geschlechtsorgane zum Gegenstande und beschränken sich ausschließlich auf dieses Organsystem, nur gelegentlich auf andere Fragen eingehend, die mit der speciellen Aufgabe der Arbeit mehr oder weniger direkt im Zusammenhange stehen.

Es war anfänglich meine Absicht, eine möglichst große Zahl verschiedener Cestoden zu untersuchen. Wenn nun in den folgenden Blättern eigentlich nur eine einzige Form, Bothriocephalus latus, eine gründlichere Bearbeitung gefunden hat, Triaenophorus nodulosus nur kurz behandelt und der Tänien nur in wenigen Worten Erwähnung gethan wurde, so ist der Grund hierfür in dem Umstande

zu suchen, dass mir einerseits nur von der zuerst genannten Form genügendes Material zu Gebote stand, von den übrigen Arten nur unvollständige oder noch nicht geschlechtsreife Gliederketten, andererseits aber auch die Verhältnisse zum Abschluss der Arbeit drängten. Wenn ich dennoch meine Beobachtungen in dieser gewissermaßen unvollständigen, nicht abgerundeten Form veröffentliche, geschieht es in der Überzeugung, dass die Untersuchung auch einer weit größeren Anzahl von Cestoden doch nicht zu wesentlich Neuem führen dürfte, denn die uns hier interessirenden Entwicklungsvorgänge scheinen bei allen Formen ganz gleichförmig zu verlaufen und die bei den einzelnen Arten vorkommenden Abweichungen sich durch die abweichenden Verhältnisse im Bau des entwickelten Geschlechtsapparates erklären zu lassen.

Die Untersuchungen wurden im zoologischen Institute der Universität Rostock ausgeführt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, dem Direktor des Institutes, Herrn Prof. Dr. M. Braun, für das liebenswürdige, mir und meinen wissenschaftlichen Arbeiten während meiner ganzen Studienzeit und auch bei Abfassung der vorliegenden Abhandlung wieder in reichstem Maße entgegengebrachte Interesse meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Wie ich schon andeutete, wurde die uns hier interessirende Frage bisher noch nicht zum alleinigen Thema einer speciellen Untersuchung gemacht, welcher Umstand mich hauptsächlich dazu bewog, die vorliegenden Untersuchungen zu unternehmen.

Schon was wir bisher über den in Frage stehenden Gegenstand durch frühere Arbeiten über die Anatomie und Entwicklung der Cestoden erfahren haben, berechtigte kaum zu der Hoffnung, dass eine gründliche specielle Untersuchung zu Thatsachen führen könnte, die weitgehende allgemeine Schlüsse, die ja einen wesentlichen Bestandtheil ähnlicher moderner Arbeiten bilden, erlaubten. Es ist dieser Umstand sehr wohl erklärlich, denn einerseits sind unsere Kenntnisse von der Entwicklung der Geschlechtsorgane wie auch der meisten anderen Organsysteme überhaupt bei den den Cestoden nächst verwandten Thierformen noch so äußerst dürftige, dass eingehende Vergleiche und durch solche gewonnenen Resultate von allgemeiner Bedeutung fürs Erste noch nicht möglich sind — worauf ich im Schlussabschnitt noch zurückkommen werde — und andererseits sind gerade die Cestoden vielleicht am wenigsten dazu geeignet, als Ausgangspunkt für weitgehende Schlussfolgerungen zu dienen, da sie in ihrem ganzen Bau eine so außerordentliche Anpassung an die parasitische Lebensweise zeigen, dass alle bei ihnen gefundenen Organisations- und Entwicklungserscheinungen nur mit Rücksicht auf diese Thatsache beurtheilt

und nur mit größter Vorsicht — in mancher Hinsicht gar nicht — in Parallele mit den entsprechenden Verhältnissen und Vorgängen bei nahe verwandten, aber nicht die gleiche Lebensweise und also auch nicht deren Folgen theilenden Thierformen gestellt werden können. Das Thema dieser Arbeit konnte daher kaum als ein vielversprechendes gelten, zumal die einschlägigen Fragen durch die dasselbe, wenn auch nur flüchtig oder doch nur gelegentlich berührenden älteren Untersuchungen zum Theil schon beantwortet worden waren. Es soll daher in den folgenden Blättern — und dieselben sollten auch nur von diesem Gesichtspunkte aus beurtheilt werden — nur eine zusammenhängende Darstellung eines Abschnittes aus der Entwicklungsgeschichte der Cestoden, der bisher weniger berücksichtigt wurde, geboten werden.

Es ist üblich, bei Untersuchungen wie der vorliegenden, als Einleitung eine Übersicht über das schon durch frühere Arbeiten bekannt Gewordene zu geben. Ausführlichere, jedoch auf die histologischen Vorgänge nicht eingehende Beschreibungen der Entwicklung der Geschlechtsorgane besitzen wir nur in Betreff des Bothriocephalus latus und der beiden großen, den Menschen bewohnenden Tänien, eine Reihe mehr oder weniger detaillirter Beobachtungen in Betreff verschiedener anderer Cestoden. Da meine eigenen Untersuchungen hauptsächlich an Bothriocephalus latus ausgeführt wurden, beginne ich mit einer kurzen Zusammenfassung dessen, was wir über diese Form mit Rücksicht auf die uns hier interessirende Frage schon erfahren haben, und zwar durch Leuckart erfahren haben, dem die Wissenschaft ja auf allen Gebieten der Helminthologie grundlegende Untersuchungen verdankt. Ich gehe dann — so scheint es mir am zweckmäßigsten — sogleich zur Darstellung meiner eigenen an dieser Art gemachten Beobachtungen über, bespreche im folgenden Abschnitt Triaenophorus nodulosus und zum Schluss die Tänien, für welch letztere hauptsächlich die bekannten Untersuchungen Sommer's[1] in Betracht kommen.

Leuckart[2] erkennt in den noch jugendlichen Proglottiden des Bothriocephalus latus eine Anhäufung von zelligen Elementen als erste Anlage der Geschlechtsorgane — eine auch schon von Eschricht gemachte Beobachtung. Diese primäre Anlage streckt sich in die Länge und zwar derart, dass sie in der Längsachse der ganzen Bandwurm-

[1] Sommer, Über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Taenia mediocanellata (Küchenmeister) und Taenia solium (Linné). Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXIV. 1874.

[2] Leuckart, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. II. Aufl. p. 897—900.

kette liegt; ihr vorderes Ende schwillt kopfartig an und wird zum Cirrusbeutel, während die langgestreckte Zellmasse in drei Stränge zerfällt, die Anlagen der Vagina, des Uterus und Samenleiters. Als Anhänge und Ausläufer der streifenförmigen Geschlechtsorgananlage entstehen in ihrem hinteren Abschnitt die Schalendrüse und die flügelartigen Eierstöcke, während zerstreut im Parenchym die Hodenbläschen und Dotterstöcke auftreten. In wie fern mit diesen Angaben meine Beobachtungen übereinstimmen, und worin sie zu abweichenden Resultaten geführt, werden die folgenden Blätter zeigen.

Bothriocephalus latus Brems.

Bevor ich auf die Darstellung der Entwicklungsvorgänge eingehe, die aus den primären Anlagen den so komplicirten Bau des ausgebildeten Geschlechtsapparates hervorgehen lassen, muss ich mit der Untersuchung des Mutterbodens, dem oder dessen Elementen die in Frage stehenden Organe sämmtlich entsprossen, beginnen — dem Parenchym des Bothriocephalenkörpers. Wer einmal mit der Histologie eines parenchymatösen Wurmes, etwa eines Turbellars oder Cestoden sich beschäftigte, weiß die Schwierigkeiten zu schätzen, die der richtigen Auffassung des Körpergrundgewebes, dem alle Organe eingelagert sind, im Wege stehen; es ist sehr wohl erklärlich, dass so widersprechende Darstellungen vom Bau dieser Gewebe gegeben wurden. Erschöpfende histologische Untersuchungen müssen sowohl am konservirten, und zwar auf verschiedene Weise konservirten, als auch am lebenden Gewebe angestellt werden; die Darstellung, die ich hier vom Parenchym des Bothriocephalus latus gebe, stützt sich nur auf die Untersuchung konservirter Thiere[1], mir standen lebende Exemplare nicht zur Verfügung.

Dennoch muss ich ausführlich auf die Resultate meiner Untersuchungen eingehen, weil sie von denen der früheren Untersucher des Bothriocephalus latus in erheblichem Grade abweichen, mit den Angaben neuerer Arbeiten aber, die verwandte Cestoden behandeln, mehr oder weniger übereinstimmen.

Ein Querschnitt durch eine noch jugendliche Proglottis von etwa

[1] Als Konservirungsmittel war heiße, koncentrirte Sublimatlösung angewandt worden, die Härtung in üblicher Weise durch Alkohol geschehen. Als Färbungsmittel benutzte ich nach verschiedenen Versuchen mit ammoniakalischem und Pikrokarmin — welches letztere recht schöne Tinktionen gab — ausschließlich Alaunkarmin, das als vorzügliches Kernfärbemittel nicht genug geschätzt werden kann.

1,5—2,0 mm Breite[1] zeigt bei schwacher Vergrößerung in einer scheinbar homogenen Grundmasse eine große Zahl durch Alaunkarmin stark gefärbter Kerne, die unregelmäßig durch die ganze Gewebemasse zerstreut liegen; die Kerne sind rundlich, oval, zuweilen an beiden Enden etwas zugespitzt. Untersucht man nun den Schnitt mit starken Vergrößerungen, so findet man Folgendes: die Kerne sind von spärlichem, feinkörnigem oder stellenweise homogen erscheinendem Protoplasma umgeben, das in Form von zarten und gröberen Lamellen vom Kern aus nach allen Richtungen sich fortsetzt, mit den Lamellen benachbarter Zellkörper — wenn wir einen Kern mit dem umgebenden Protoplasma so bezeichnen dürfen — in Verbindung steht und so als feines Maschenwerk die Grundmasse der ganzen Proglottis bildet. An dickeren Schnitten kann man sich durch verschiedene Tubuseinstellung davon überzeugen, dass das Maschenwerk in der That durch feine Lamellen, nicht durch einzelne Fasern gebildet wird. Die Lamellen umgrenzen kleinere und größere rundliche oder polyedrische Räume, die von einer fast gänzlich ungefärbten, homogen erscheinenden Masse erfüllt sind. In vielen dieser Hohlräume lagern scheinbar Zellkerne, die von den eben beschriebenen nicht unterschieden sind. Diese Kerne liegen in der That nur scheinbar in den Hohlräumen; eine genaue Untersuchung ergiebt, dass die Maschenräume nie Kerne enthalten, dass die scheinbar in ihnen lagernden der protoplasmatischen Wandung angehören, welche sie an einzelnen Stellen stark vorwölben und daher, wenn der Schnitt die Wand tangential trifft, gleichsam in den Hohlraum zu liegen kommen. Selbst bei Anwendung der stärksten mir zu Gebote stehenden Vergrößerungen — Wasser- und Ölimmersionen — gelang es mir nicht, zu den Kernen gehörige, scharf begrenzte »Zellkörper« nachzuweisen; sämmtliche Kerne liegen in der ganz kontinuirlichen, netzartig angeordneten protoplasmatischen Grundsubstanz eingebettet. In älteren Gliedern sind die protoplasmatischen Lamellen fester, stärker geworden; während sie in den jüngeren Proglottiden stellenweise nur durch eine Schicht äußerst feiner protoplasmatischer Körnchen gebildet erscheinen, nehmen sie später das Aussehen homogener, strukturloser Membranen an.

Vergleichen wir nun die hier gegebene Darstellung mit früheren Angaben.

[1] Diese und alle folgenden Maßangaben beziehen sich auf das todte, konservirte Thier, sind also nur von relativer Richtigkeit, da der Kontraktionszustand der einzelnen Proglottiden und vielleicht auch der verschiedenen Theile ein und derselben Proglottis ein ungleicher ist.

Stieda[1] bezeichnet bei Bothriocephalus die »Grundsubstanz« als »einfache zellige Bindesubstanz«. »Es besteht dieselbe aus einer Menge dicht an einander gelagerter Zellen von etwa 0,009—0,015 mm im Durchmesser, welche fest an einander gekittet, nicht isolirbar sind und einen Kern von 0,003—0,0045 mm besitzen.« Nach Sommer und Landois[2] besteht das Parenchym aus bindegewebiger Grundsubstanz, welche »aus großen, äußerst zahlreichen, rundlichen oder ovalen Zellen (Taf. VII, Fig. 1 *e*) und einer wenig reichlichen Intercellularsubstanz gebildet« wird. »Erstere besitzen eine Größe von 0,016—0,022 mm und einen Kern von 0,005 mm Durchmesser; ihr Protoplasma hat eine gallertartige Konsistenz und ein trüb-molekuläres Aussehen. Die andere erscheint als ein Abscheidungsprodukt der Zellen und hat wie diese ein blasses, feinkörniges oder trüb-molekuläres Aussehen.« Moniez[3] kommt zu folgendem Resultat: »de la cuticule dorsale à la cuticule ventrale, et du côté droit au côté gauche, s'étend un même reticulum conjonctif, qui présente çà et là, en nombre variable, des noyaux de cellules fusiformes ou arrondies« (p. 128). In der zweiten Auflage seines klassischen Lehrbuches[4] sagt Leuckart (Bd. I, Lief. 2, p. 365): »Die bindegewebige Natur der Grundsubstanz (d. h. der Bandwürmer) ist seit den von mir in der ersten Auflage dieses Werkes veröffentlichten Untersuchungen allseitig anerkannt, obgleich die histologische Beschaffenheit derselben keineswegs überall in gleicher Weise geschildert wird. Meinerseits glaube ich übrigens noch heute die Ansicht vertreten zu können, dass sie den zelligen Bindegewebsformen zugehört. Die Zellen sind allerdings nur selten mit deutlicher Hüllhaut versehen, vielmehr gewöhnlich bloße kernhaltige Haufen eines hellen Protoplasma und nicht selten sogar (besonders in den sog. reifen Gliedern) bis auf die Kerne zu einer zusammenhängenden Masse unter sich verschmolzen. . . . .« »In anderen Fällen unterscheidet man zwischen den Zellen eine deutliche Zwischensubstanz, und zwar meist in Form eines mehr oder minder scharf gezeichneten kubischen Netzwerkes von Platten und Fasern, in deren Maschen dann die Zellen in wechselnder Größe (bis 0,01 mm) eingelagert sind. Hier und da liegen die Kerne so dicht

[1] Stieda, Ein Beitrag zur Anatomie des Bothriocephalus latus. Arch. für Anat., Phys. u. wiss. Med. Jahrg. 1864.

[2] Sommer und Landois, Über den Bau der geschlechtsreifen Glieder bei Bothriocephalus latus Bremser (Beitrag zur Anatomie der Cestoden). Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXII.

[3] Moniez, Mémoires sur les Cestodes. Paris 1881 (Travaux de l'Institut zool. de Lille. T. III. Fasc. 2).

[4] Leuckart, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten.

an der Zwischensubstanz an, dass man die Fasern leicht für die Ausläufer besonderer Kernzellen halten könnte.« Bei der speciellen Beschreibung des Bothriocephalus latus heißt es dann weiter (p. 871): »Die Zellen der bindegewebigen Grundsubstanz sind bei unserem Wurme von ungewöhnlicher Größe und schärfer gezeichnet, als das sonst bei den Cestoden der Fall zu sein pflegt. . . .« »Am deutlichsten und schönsten ist das großblasige Gewebe in dem Mittelfelde, besonders in der Umgebung des Cirrusbeutels, wo die Zellen nicht selten bis 0,026 mm und darüber heranwachsen« — ich werde später auf diese auffallend großen Zellen noch einmal zurückkommen. Während also Stieda so wie Sommer und Landois ein fibrilläres Netzwerk nicht erwähnen[1], sondern die Parenchymzellen direkt an einander gelagert schildern oder — wie die beiden letzteren Autoren — nur durch eine schwach entwickelte Intercellularsubstanz von »feinkörnigem oder trüb-molekulärem Aussehen« von einander getrennt sein lassen, beschreiben Moniez und Leuckart ausdrücklich ein aus bindegewebigen Fasern und Strängen gebildetes Netzwerk. Es sind nun in neuester Zeit noch eine Anzahl gründlicher Untersuchungen erschienen, die unsere Kenntnis vom feineren Bau des Cestodenkörpers wesentlich gefördert haben und die auch von Leuckart in den Nachträgen am Schlusse des Abschnittes über die Cestoden (p. 969) noch besprochen werden. Leuckart bleibt bei der Ansicht, dass die »Grundsubstanz zunächst aus einer dicht gedrängten Zellenmasse bestehe«, worüber die Untersuchung junger Glieder keinen Zweifel aufkommen lasse. »Aber die Zellen differenziren sich schon früh nach zweierlei Richtungen, indem die einen ihre ursprüngliche runde Form behalten, während die anderen sich verästeln und zu einem Reticulum zusammentreten, das sich zwischen die ersteren einschiebt und sie in seine Maschenräume aufnimmt. Dieses Reticulum ist dasselbe, was ich früher als Zwischensubstanz bezeichnet habe.«

Es scheint mir nun kaum zweifelhaft, dass die zu einem »Reticulum« zusammentretenden Zellen mit der von mir beschriebenen Grundsubstanz identisch sind, während die »ihre ursprüngliche runde Form« behaltenden Zellen entweder gar nicht existiren, d. h. einer Täuschung ihr Dasein verdanken — sie wären dann nichts Anderes als die von einer homogenen Masse erfüllten Hohlräume, in denen zuweilen,

[1] Stieda macht nur die folgende Angabe: »Die Chromsäure übt einen völlig verändernden Einfluss auf die zarten Zellen aus, so dass man an Schnitten, die in wässeriger Chromsäurelösung erhärteten Gliedern entnommen sind, nur eine fein granulirte hier und da netzförmig oder streifig aussehende Grundsubstanz erkennt.«

wie ich oben ausführte, scheinbar Kerne lagern — oder durch eine irrthümliche Deutung von Elementen, die gar nicht dem Parenchym angehören, zu erklären sind — worauf ich später noch einzugehen habe.

Was also bisher als Zwischensubstanz beschrieben wurde ist das eigentliche Parenchym, die Parenchymzellen der älteren Arbeiten die Hohlräume resp. Elemente, die dem Parenchym nicht angehören[1].

Ich will nun noch auf die Untersuchungen Griesbach's[2] eingehen. Griesbach — als Untersuchungsobjekt diente Solenophorus — kommt zum Resultat, dass »wir es in der Körpersubstanz der Cestoden, wie in der der Acephalen mit embryonaler Gewebesubstanz, welche von Kollmann als Gallertgewebe bezeichnet wird«, zu thun haben; in der Körpersubstanz lagern die Kerne, bald isolirt, bald von einer gering entwickelten Protoplasmamasse umgeben, der eine Zellmembran fehlt. Griesbach unterscheidet also protoplasmatische Zellen und das Gallertgewebe der Körpergrundsubstanz. Ich muss dagegen betonen, dass ich eine derartige Differenzirung bei Bothriocephalus nicht konstatiren konnte, dass nach meinen Beobachtungen die ganze Grundsubstanz von einer einheitlichen Masse gebildet wird, die ich als feingranulirtes Protoplasma bezeichne; es ist mir nie gelungen, in der Umgebung der Kerne eine Substanz — die also mit dem Protoplasma Griesbach's identisch wäre — zu erkennen, die in irgend einer Beziehung von der der Lamellen des Maschenwerkes verschieden wäre. Ich fasse das Parenchym als ein protoplasmatisches Maschenwerk auf, in dem die Grenzen der dasselbe bildenden einzelnen Zellen entweder mit den modernen Hilfsmitteln der Untersuchung nicht erkennbar sind oder in dem eine solche Differenzirung gar nicht vorhanden ist.

[1] Man vergleiche ferner die Angaben Pintner's in seinen schönen »Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers, mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen. Arb. a. d. zool. Inst. Wien etc. Tom. III. 1. Heft. 1880. p. 59. »In einer gänzlich strukturlosen, gallertartigen Grundmasse liegen zahlreiche, kleine, scharf kontourirte Kerne, die, mit geringen Vergrößerungen betrachtet, frei in diese Grundmasse eingebettet erscheinen. An stark gefärbten Exemplaren und feinen Schnitten sieht man sie von einem spärlichen homogenen Protoplasma umgeben, das nach allen Seiten platten- oder strangähnlich, aber immer in sehr dünnen, membranartigen Schichten sich fortsetzt und dadurch zahllose, dicht an einander liegende bläschen- oder wabenförmige Räume bildet, die den Eindruck machen, als wären sie bei mangelndem Plasma mit einer gallertartigen Masse erfüllte Zellen.«

[2] Griesbah, Bindesubstanz und Cölom der Cestoden. Biol. Centralblatt. III. Bd. 1884. — Griesbach, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Cestoden. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXII.

Als embryonales Gewebe oder passender als Gewebe von embryonalem Charakter lässt sich das Parenchym sehr wohl bezeichnen, wenigstens das der jugendlichen Proglottiden. Es ist ein Gewebe, dessen Elemente noch nicht differenzirt sind, dessen Elemente, sich rege vermehrend, dem gesammten Geschlechtsapparate den Ursprung geben und zum Theil als Bestandtheile des Parenchyms andere Umwandlungen durchmachen, denn in den älteren Proglottiden ist das Körpergrundgewebe verschieden von dem der jüngeren Glieder: das Maschenwerk besteht aus festeren, derberen Lamellen, die Kerne sind zum großen Theil gänzlich geschwunden.

Griesbach fasst die durch das Maschenwerk der Körpergrundsubstanz gebildeten Hohlräume, das ganze »Lakunensystem«, als Cölom auf und vermag sich nicht »der noch kürzlich von Hatschek (Arbeiten a. d. zool. Institut Wien, Bd. I, Heft 3) vertheidigten Ansicht, die Plathelminthen seien parenchymatöse Thiere«, anzuschließen. Griesbach stützt seine Auffassung durch den Nachweis, dass die Trichter des Exkretionssystems in den lakunären Hohlräumen liegen. Zwar sind die Trichter, wie Pintner an verschiedenen Cestoden gezeigt, durch eine Zelle völlig geschlossen, welche Schlusszellen auch Griesbach wenigstens in Resten bei dem von ihm untersuchten Solenophorus erkannt zu haben glaubt. »Durch diese Zellen,« schreibt Griesbach, »nun ist zwar eine direkte, aber keine indirekte Kommunikation des Gefäßsystems mit der Leibeshöhle ausgeschlossen. Die Zellen sind, wie Pintner selbst hervorhebt, membranlos und fungiren wie eine einzellige Drüse. Wenn nun eine solche Schlussvorrichtung der Trichter wirklich vorhanden ist, wie noch weitere Untersuchungen am lebenden Thiere festzustellen haben, dann dienen diese Zellen dazu, aus der in den Lakunen fließenden koncentrirten Ernährungsflüssigkeit mit Hilfe von Wimpervorrichtungen die Zersetzungsprodukte in die Trichter und von da in die Kanäle zu führen, welche als Sammelröhren dieselben in die Hauptstränge zu leiten hätten.« Ich habe mich nun vergeblich bemüht, in den Maschenräumen bei Bothriocephalus Trichter zu finden, kann jedoch auf diesen negativen Befund, der vielleicht nur eine Folge der ungeeigneten Konservirung ist, den positiven, auf jedenfalls sehr genauen und gründlichen Untersuchungen basirenden Angaben Griesbach's und Pintner's gegenüber natürlich kein Gewicht legen und muss daher den Ausführungen Griesbach's durchaus beistimmen. Wie aber bei den Cestoden diese »Leibeshöhle« — mit welchem Ausdruck bisher oft sehr Heterogenes bezeichnet wurde — genauer zu charakterisiren ist, ob sie als »Enterocöl oder ein Pseudocöl (und zwar ein beginnendes Schizocöl) im Sinne der Gebrüder Hertwig« zu betrachten ist, darüber dürfte in

der That ein Entscheid nicht möglich sein, so lange unsere Kenntnisse von der Entwicklungsgeschichte der Plathelminthen im Allgemeinen und der der Cestoden im Speciellen noch so äußerst dürftige sind.

Die ganze Masse des Körperparenchyms wird in der bekannten Weise von Muskelzügen durchzogen. Obgleich nun die Muskulatur mit dem speciellen Gegenstande dieser Untersuchungen nicht im Zusammenhange steht, muss ich doch etwas näher auf sie eingehen. Nach den übereinstimmenden Angaben der bisherigen Untersucher besteht die Muskulatur des Bothriocephalus latus aus langen, glatten, kernlosen Fasern; ich bin zu anderen Resultaten gelangt. Betrachten wir zunächst die Sagittalmuskeln und zwar an einem Querschnitt durch eine jüngere Proglottis, die zwar schon alle Theile des Geschlechtsapparates in voller Entwicklung besitzt, deren Uterus aber noch keine Eier enthält: schon bei schwacher Vergrößerung erscheint die ganze Mittelschicht[1] von großen, meist spindelförmigen Zellen durchsetzt (vgl. Fig. 12), die in dorsoventraler Richtung einander parallel gelagert sind. Die Untersuchung mit stärkeren Vergrößerungen zeigt mit voller Klarheit den Zusammenhang dieser Zellen mit den sagittalen Muskelfasern. In den Fig. 1, 2 und 3 sind einige dieser Muskelzellen abgebildet (man vgl. die Tafelerklärung): der große, aus feingranulirtem Protoplasma bestehende Zellkörper sitzt gleichsam an der Faser, welche nie den Zellkörper durchsetzt, sondern stets an der Peripherie desselben hinzieht; zuweilen hat die Zelle fast Kugelgestalt und steht dann nur an einem Punkte mit der Faser in Verbindung. Während in einer solchen, schon älteren Proglottis die Fasern stets scharf kontourirt sind, nicht etwa da, wo sie an den Zellen hinziehen, gleichsam einen Theil des Protoplasmas derselben bilden, liegen die Verhältnisse in den ganz jugendlichen Gliedern anders. In einer Proglottis von etwa 1,0—1,5 mm Breite und 0,2—0,4 mm Dicke besteht die gesammte Sagittalmuskulatur noch aus schlanken, spindelförmigen Zellen, deren beide Enden in lange, zarte Fasern auslaufen (vgl. Fig. 2).

Sehr instruktive Bilder geben Flächenschnitte durch ältere Glieder, auf denen die dorsoventralen Muskelzellen natürlich im Querschnitt erscheinen (vgl. Fig. 8). In das Maschenwerk des Parenchyms einge-

[1] In Übereinstimmung mit Griesbach und v. Roboz (Zoltán von Roboz, Beiträge zur Kenntnis der Cestoden. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXXVII) muss ich betonen, dass die allgemein übliche Eintheilung des Parenchyms in Mittel- und Rindenschicht eine durchaus künstliche ist, da die so gewonnenen Regionen morphologisch keineswegs verschieden sind. Da aber diese Eintheilung gewiss von praktischem Werthe ist, weil die Lagerung verschiedener Organe mit ihrer Hilfe bequem angegeben werden kann, will ich sie im Folgenden beibehalten.

bettet liegen die auffallend großen runden oder ovalen — weil im Querschnitt getroffenen — Zellen, an deren Peripherie an einer Stelle scharf umgrenzt der Querschnitt der zugehörigen Muskelfaser sichtbar ist. Bei Betrachtung mit schwächeren Vergrößerungen könnte man sich versucht fühlen, in diesen Zellen Elemente des Parenchyms zu sehen und in der That hielt ich dieselben anfänglich für solche, bis ich mich von ihrer wahren Natur überzeugt hatte. Es ist nicht denkbar, dass diese so auffallend großen Zellen, die auch an Schnitten durch Proglottiden, deren Uterus schon mit Eiern gefüllt ist, noch deutlich zu erkennen sind[1], den früheren Untersuchern gänzlich entgangen sind; sie sind wohl, vielleicht in Folge ungeeigneter Konservirungsmethoden nicht genügend erhalten, auch als Parenchymzellen gedeutet worden — man vergleiche die oben schon citirten Worte Leuckart's: »Die Zellen der bindegewebigen Grundsubstanz sind bei unserem Wurme von ungewöhnlicher Größe . . .« mit der hier von mir gegebenen Darstellung des Parenchyms und der Muskulatur, um meine Annahme erklärlich zu finden. Ganz ähnliche Muskelzellen hat Hamann[2] bei Taenia lineata Goeze gefunden und genau beschrieben und früher schon Salensky[3] bei Amphilina nachgewiesen; ferner hat Pintner in der schon erwähnten Arbeit eine äußerst ausführliche und sorgfältige Darstellung vom Bau der Cestodenmuskulatur, der Fasern und der Myoblasten — als solche lassen sich die großen Zellen ja mit Recht bezeichnen — gegeben. An Schnitten durch jugendliche Proglottiden der Taenia crassicollis finde ich die Myoblasten und dessgleichen bei Triaenophorus nodulosus, für welche Art sie auch schon von Zograf[4] beschrieben und abgebildet wurden. Bei beiden Formen sind die Myoblasten schlanke, zarte Spindeln mit lang ausgezogenen Enden.

Was ich bisher über die Muskulatur des Bothriocephalus latus mitgetheilt, bezog sich nur auf die Sagittalmuskeln. Ob den Ring-

[1] In einer vollständig reifen Proglottis aus dem hinteren Theil einer Bothriocephaluskette gelang es mir nicht mehr sie nachzuweisen; die dorsoventrale Muskulatur wurde hier durch ganz homogene, gleichmäßig dicke, kernlose Fasern gebildet.

[2] Hamann, Taenia lineata Goeze, eine Taenie mit flächenständigen Geschlechtsöffnungen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Bandwürmer. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XLII. 1885.

[3] Salensky, Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina Wgn. (Monostomum foliaceum Rud.). Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXIV. 1874.

[4] In den, in russischer Sprache erscheinenden Berichten der naturforsch. Gesellschaft in Moskau, Bd. XXIII, referirt von Leuckart im Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgesch. niederer Thiere (Archiv für Naturgesch. Bd. XXVIII. 1877); ferner von Hoyer (Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXVIII.

und Längsfasern derartige Myoblasten zukommen, vermag ich nicht mit Bestimmtheit anzugeben, doch sprechen einige Beobachtungen dafür. Die Untersuchung der dicht an einander liegenden Fasern ist schwieriger als die der isolirt hinziehenden Sagittalmuskeln. An mehreren Präparaten fand ich zwischen den Fasern der Ringmuskulatur große spindelförmige Zellen, die mit ihrer Längsachse den sie umgebenden Fasern parallel gelagert waren; doch war es mir nicht möglich, ihren Zusammenhang mit einer Faser nachzuweisen[1]. Eine genaue Untersuchung der gesammten Muskulatur — eine solche lag nicht in meiner Absicht, ich theile nur gelegentliche Beobachtungen mit — wird vielleicht für alle ihre Elemente den gleichen Bau nachweisen; es ist möglich, dass die Fasern der Längs- und Ringmuskulatur früher auf Kosten der Myoblasten ihre Entwicklung abschließen als die Sagittalfasern. Von Interesse wäre es ferner, den Ursprung dieser Myoblasten zu ermitteln, ihr Verhältnis zu den noch nicht differenzirten Elementen des Parenchyms festzustellen. Es muss ja in dem Anfangstheil einer Bandwurmkette, d. h. dem als »Halstheil« bezeichneten Abschnitt, eine rege, fortwährende Bildung von Muskelzellen und Fasern resp. eine fortwährende Umwandlung noch indifferenter Elemente zu muskulösen stattfinden.

Ich wende mich nun zum speciellen Theil meiner Untersuchungen, der Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Als erste Anlage der Geschlechtsorgane bemerkt man in den jüngsten Proglottiden eine Ansammlung von Zellkernen, die in der Mitte des Gliedes gelegen, am gefärbten Quetschpräparat bei schwacher Vergrößerung als dunkler, rundlicher Fleck durchschimmert. Auf Schnitten sehen wir den Fleck aus dichtgedrängten Kernen mit nur spärlichem, zwischen denselben gelegenem Protoplasma bestehen; die Zellkerne sind in keiner Hinsicht von denen des übrigen Parenchyms unterschieden, auch ist die ganze Kernanhäufung keineswegs scharf gegen das umgebende Parenchym abgegrenzt, wie ein Blick auf Fig. 12 deutlich zeigt, die zwar einen Schnitt durch eine bedeutend ältere Proglottis darstellt, doch im Wesentlichen noch ganz dieselben Verhältnisse aufweist. Das protoplasmatische Maschenwerk mit den oben beschriebenen Hohlräumen ist in den jüngsten Proglottiden noch nicht

[1] Ich will hier noch anführen, dass Hamann bei Taenia lineata die Myoblasten der Ringmuskelfasern gefunden hat, während ihm der Nachweis derselben an den Längsfasern nicht gelungen ist. Hamann theilt die gesammte Muskulatur einer Proglottis nach ihrem Bau in zwei Gruppen: »In die erste Gruppe gehören Muskelfasern, bei denen die Bildungszelle erhalten geblieben ist, in die zweite Gruppe Muskelfasern, welche keinen Rest ihrer Zelle mehr zeigen.«

so deutlich ausgebildet, wie in den älteren Gliedern. In der Kernanhäufung, die zur primären Anlage der Geschlechtsorgane wird, sind die Hohlräume gar nicht nachweisbar; die Kerne liegen in einer gleichförmigen, feingranulirten Protoplasmamasse. In diesem Zustande verharrt die Kernanhäufung längere Zeit[1] hindurch, sich allmählich durch Vermehrung ihrer Elemente weiter ausdehnend. Dann streckt sie sich, während die Proglottiden mit weiterem Wachsthum breiter werden, in die Länge, so dass ihre Längsachse mit der der gesammten Bandwurmkette zusammenfällt. Es beginnt nun auch die erste Differenzirung der bisher ganz gleichförmigen Masse: ihre Elemente ordnen sich zu drei über einander liegenden, anfänglich einander parallelen Strängen an, von denen der ventral gelegene[2] am frühesten sichtbar wird (vgl. Fig. 4, 5 und 12); er wird zur Vagina, der dorsale Strang zum Vas deferens und die breite Zellmasse zwischen ihnen zum Uterus.

Die einzelnen Kernstränge sind übrigens zuerst durchaus nicht scharf umgrenzt, fließen an vielen Stellen zusammen und zeigen gegen das Parenchym gleichfalls keine bestimmte Abgrenzung. Am hinteren und vorderen Rande der Proglottis verschmelzen sie zu einer undifferenzirten Masse dichtgedrängter Kerne.

Die nächste auffällige Veränderung besteht in der mächtigen Vermehrung der Zellkerne am vorderen Ende der Genitalanlage — so will ich kurz die ganze primäre Anlage der Geschlechtsorgane, aus der übrigens nicht das gesammte Organsystem hervorgeht, bezeichnen — wodurch dasselbe kopfartig anschwillt: die erste Andeutung des Cirrusbeutels. Wir wollen jetzt die weitere Entwicklung der bisher angelegten Organe im Einzelnen verfolgen.

Das Vas deferens mit dem Cirrusbeutel. Die erste Anlage des Samenleiters wird, wie schon bemerkt, durch einen Strang gebildet, der in gerader Richtung unter der dorsalen Ringmuskellage hinzieht (vgl. Fig. 4). Die erste weitere Differenzirung besteht nun darin, dass in dieser langgestreckten Masse von Kernen ein centraler Strang sich absondert, so dass wir auf Querschnitten eine rundliche

[1] Ich ziehe es vor, während der Schilderung der nun beginnenden Entwicklungsvorgänge nicht anzugeben, wann oder in der wievielsten Proglottis diese oder jene Erscheinung auftritt, da das fortwährende Einschieben von Zahlen- und Längenangaben nur störend wirken kann; am Schlusse gebe ich eine gedrängte Übersicht der gesammten Entwicklungsvorgänge mit Angabe der Proglottidenzahlen, in denen sie im Einzelnen vor sich gehen.

[2] Ich bezeichne nach üblicher Weise die Fläche, auf der die Geschlechtsöffnungen gelegen sind, als ventrale, die entgegengesetzte als dorsale.

Gruppe dichtgedrängter Kerne finden, die von einer Schicht gleicher Kerne ringförmig umgeben wird (Fig. 5). Die centrale Masse erscheint an einzelnen Stellen durch eine feine Linie scharf gegen die Umgebung abgegrenzt; es handelt sich hier jedoch nicht um eine Membran, sondern wahrscheinlich nur um eine durch die Konservirung hervorgerufene Erscheinung. Dieser centrale, anfänglich ganz solide Strang liefert das Epithel des Vas deferens, während die ihn umhüllenden Massen zur Muskulatur des Organes werden. Während diese ersten Veränderungen in der bisher ganz gleichförmigen Samenleiteranlage vor sich gehen, beginnt der in gerader Richtung hinziehende Strang sich zu schlängeln und sich mit seinen Schlingen denen des gleichzeitig sich entwickelnden Uterus parallel zu lagern. Es macht den Eindruck, als ob der ganze Strang in Folge der lebhaften Vermehrung seiner Elemente und der dadurch bedingten Massenzunahme in der verhältnismäßig viel langsamer wachsenden Proglottis nicht mehr den erforderlichen Raum finde, um in der bisher eingehaltenen geraden Richtung sich weiter auszudehnen und so aus mechanischen Gründen gezwungen werde, die Windungen zu beschreiben.

In der Lagerung der Elemente des Epithelstranges tritt allmählich eine Änderung ein: die Kerne rücken aus einander und lagern sich in einschichtiger Lage um ein central auftretendes Lumen, das aber nicht gleichzeitig im Verlauf des ganzen Stranges sichtbar wird: an einzelnen Stellen bilden die Elemente des Epithelstranges noch eine im Querschnitt runde, ganz kompakte Masse, während wenige Schnitte weiter schon ein Lumen vorhanden ist. Bald aber ist dieses ein ganz kontinuirliches geworden und der Samenleiter besteht auf diesem Stadium aus einem feinen Kanal mit einschichtiger epithelialer[1] Wandung und einer dieses Epithelrohr äußerlich umgebenden Masse von Kernen in spärlichem Protoplasma. Es ist schwierig, eine klare Vorstellung zu erlangen über die Art und Weise, wie aus dieser äußeren Wandschicht die Muskulatur sich entwickelt. Meine Beobachtungen ergaben Folgendes: während anfänglich der Epithelstrang von einer dichtge-

[1] Ich glaube diesen Ausdruck sowie die Bezeichnungen »Epithelstrang« und »Epithelrohr« hier wie auch weiterhin bei Besprechung der Vagina und des Uterus anwenden zu können. Die innerste Auskleidung der genannten drei Organe — ich verweise hinsichtlich der beiden letzteren auf die folgenden Seiten — besteht in einer zarten Schicht gleichförmigen Protoplasmas, in das in verschieden weiten Zwischenräumen Kerne eingelagert sind, welche stellenweise die Protoplasmalage stark in das Lumen vorwölben. Zellgrenzen vermochte ich zwar nicht nachzuweisen, doch ist dadurch ja keineswegs die Möglichkeit, dass solche in der That sich bilden und nur schwer erkennbar sind, ausgeschlossen.

drängten Masse von Zellkernen umgeben wird, tritt bald zwischen diesen und dem zum epithelialen Rohr gewordenen Strange eine Schicht feingranulirten Protoplasmas auf, in der allmählich, anfänglich nur vereinzelt und schwer erkennbar, bald aber deutlich sichtbar werdend, feine Fasern erscheinen — die Ringmuskulatur des Samenleiters. Querschnitte (wie Fig. 6) durch das Vas deferens auf dieser Entwicklungsstufe zeigen also die folgende Anordnung der Elemente: das Epithelrohr, das jetzt ein überall deutlich ausgebildetes Lumen umschließt, wird außen von einer Lage feiner Muskelfasern umgeben, in der keine Kerne sichtbar sind; um die Muskelschicht aber lagert, in spärliches Protoplasma eingebettet, eine Masse noch verhältnismäßig dicht gedrängter Kerne. Während nun die Schicht der Muskelfasern sich allmählich stärker entwickelt, scheint die Zahl der sie umgebenden Kerne sich zu verringern. Es ist schwer zu entscheiden, ob wirklich Kerne zu Grunde gehen, während das Protoplasma zu Muskelfasern umgewandelt wird, oder ob die Abnahme der Kerne nur eine scheinbare ist, dadurch hervorgerufen, dass der ganze Samenleiter durch Wachsthum der Muskelschicht an Umfang zunimmt und so die Zellkerne der Wandung weiter aus einander gedrängt werden. Ich glaube das Erstere annehmen zu müssen, denn am älteren Vas deferens findet man im Querschnitt die äußerste Lage der Wandung, d. h. die freien Zellkerne nur so spärlich vorhanden, dass hier von einer Anhäufung der Elemente dem umgebenden Parenchym gegenüber gar nicht mehr die Rede sein kann.

Am hinteren Ende des Samenleiters entwickeln sich die Sammelgänge, die bekanntlich in beschränkter Zahl in das sackartig aufgetriebene Ende des Vas deferens münden. Diese cisternenartige Erweiterung ist übrigens am jugendlichen, noch nicht funktionirenden, d. h. noch kein Sperma enthaltenden Samenleiter nicht vorhanden. Was die Entwicklung der Sammelgänge und ihrer feineren Verzweigungen, die durch die letzten, zarten Endäste mit den Hodenbläschen in Verbindung stehen, betrifft, so ist vor Allem hervorzuheben, dass sie sich nicht als Sprossungen oder Wucherungen des Samenleiters bilden — ich will schon an dieser Stelle betonen, dass sich die Geschlechtsorgane überhaupt nicht aus einer einzigen, primären Anlage herausbilden, sondern zerstreut im Parenchym des Körpers, der Lage der reifen Organe entsprechend, aus dem Körpergrundgewebe sich entwickeln. Die Sammelröhren entstehen derart, dass im Parenchym Zellkerne zu Strängen zusammentreten, in denen dann allmählich ein feines Lumen sichtbar wird, während die Zellkerne mit dem sie umgebenden Protoplasma ein Plattenepithel bilden (vgl. Fig. 28). Die

feineren Verzweigungen sind sehr zarte Röhren, von einer dünnen Membran gebildet, an der hin und wieder Zellkerne lagern. Falls die Sammelröhren mit den Hodenkanälchen durch Sprossung aus dem zuerst angelegten Samenleiter hervorgingen, müssten sie vom hinteren Ende des letzteren ausgehend sich allmählich, immer neue Sprossungen bildend, durch das Körperparenchym ausbreiten und von Anfang an ein zusammenhängendes Ganze bilden. So weit meine Untersuchungen in dieser schwierigen Frage zu Resultaten geführt, ist dieses aber nicht der Fall: die Stränge, aus denen das Kanalsystem hervorgeht, treten zerstreut im Parenchym auf als ganz regellose Kernanhäufungen, die anfänglich keineswegs überall mit einander im Zusammenhange stehen, sondern erst nach und nach zusammenfließen.

Vor dem Eintritt in den Cirrusbeutel schwillt die Wandung des Samenleiters zu einem kräftigen muskulösen Bulbus an, der »dazu dient, den oftmals in beträchtlicher Menge darin angesammelten Samen in den Cirrusbeutel überzutreiben« (Leuckart). Die Ringmuskulatur, deren Entwicklung nicht von der des übrigen Vas deferens abweicht, ist außerordentlich stark, das Epithel auch hier gut ausgebildet[1].

Im Cirrusbeutel beschreibt das Vas deferens eine Anzahl Spiraltouren und mündet mit fast ganz gerade verlaufendem Endstück nach außen; ich habe auf diese bekannten Verhältnisse der reifen Proglottis nicht näher einzugehen und will nur in Kürze ihre Entwicklung schildern.

Bevor noch die erste Anlage der Geschlechtsorgane in die drei Stränge sich sondert — aus denen der Samenleiter, der Uterus und die Vagina hervorgehen — ist das vordere Ende derselben zu einer knopfartigen Masse angeschwollen, die bald eiförmige Gestalt gewinnt und mit der Spitze der »Bauchfläche« der Proglottis zu wuchert; an ihrem dorsalen, stumpfen Ende steht sie mit dem unterdessen angelegten Strang in Verbindung, aus dem der Samenleiter entsteht. Im Inneren dieser eiförmigen Masse gruppiren sich die Elemente in sehr charakteristischer Weise zu einer etwa biskuitförmigen Ansammlung äußerst dicht gedrängter Kerne (vgl. Fig. 25 und 26), aus der das Epithel des Endstückes des Samenleiters hervorgeht. Während die Anlage des Cirrusbeutels nur langsam an Umfang zunimmt, wächst in ihrem Inneren die centrale Kernmasse in die Länge und lagert sich, zu einem Strange ausgedehnt, in die bekannten Spiralwindungen. Mit dem sich

[1] Moniez erwähnt in der schon citirten Arbeit (p. 144) kräftiger Cilien im Inneren des Bulbus, die von deutlich zelliger Beschaffenheit sein sollen (»les cils sont volumineux, leur nature cellulaire ne peut être mise en doute«); mir ist es eben so wenig wie Leuckart gelungen, eine Spur derselben zu entdecken.

gleichzeitig differenzirenden Epithelstrang des außerhalb des Cirrusbeutels gelegenen Samenleiters steht der Endabschnitt in kontinuirlichem Zusammenhange. Das Lumen tritt in der schon geschilderten Weise durch Auseinanderrücken der Elemente auf; kurz vor der Ausmündung fand ich das Lumen — jedoch nicht in jeder Proglottis — stark erweitert. Das Epithel des im Cirrusbeutel verlaufenden Samenleiters macht in seinem äußersten Endabschnitte eine eigenthümliche Metamorphose durch. Über diesen Abschnitt des Vas deferens (d. h. des vollständig entwickelten Organes) macht Leuckart (p. 879) die folgende Angabe: »Dieser vordere, theils gestreckt, theils auch zickzackförmig zusammengelegte Abschnitt des Samenleiters nun ist es, der durch den Muskeldruck des Cirrusbeutels nach außen sich ausstülpt und mit seiner Umhüllung dann den sog. Cirrus bildet. Histologisch ist er nur in so fern von dem hinteren Abschnitt verschieden, als er im Inneren von einer ziemlich festen doppelt kontourirten Cuticula bekleidet ist, die sich an der Außenöffnung direkt in die Cuticula der Geschlechtskloake fortsetzt, und, wie diese, einer deutlichen subcuticularen Zellenlage aufliegt. Mit der Subcuticularschicht der Körperbedeckungen hält dieselbe freilich kaum einen Vergleich aus. Sie hat eine nur unbedeutende Dicke und geht nach hinten, gegen die Samenblase hin, allmählich verloren.« Diese »doppelt kontourirte Cuticula« wird vom Epithel abgeschieden; sie tritt zuerst als feine, scharf gezeichnete Linie auf, nimmt aber schnell an Dicke zu, während gleichzeitig das Epithel immer mehr schwindet. Schließlich ist von letzterem keine Spur mehr zu finden, das gesammte Protoplasma ist in Cuticulasubstanz umgebildet worden, während die Kerne zu Grunde gingen. In den Fig. 20 und 21 sind zwei Schnitte durch das Endstück des Samenleiters auf verschiedenen Entwicklungsstufen gezeichnet. Es bleibt mir nun noch übrig, über die Entwicklung des Cirrusbeutels so wie der Geschlechtskloake Einiges anzuführen. Der aus bindegewebigen und muskulösen Elementen bestehende Cirrusbeutel hat bekanntlich die Aufgabe, den vorderen Abschnitt des Samenleiters »nach außen vorzutreiben und dadurch zur Begattung geschickt zu machen«, was durch eine zweckentsprechende Anordnung der Muskelfasern — auf die ich hier nicht näher einzugehen habe — erreicht wird. Die erste Anlage des Organes besteht in der schon erwähnten, etwa eiförmigen Masse von Zellkernen (vgl. Fig. 25 und 26), die in gering entwickeltes Protoplasma eingebettet sind. Ein Theil dieses letzteren nun wird zu Muskelfasern umgewandelt, der Rest wird, um die Kerne Zellkörper bildend, zu den Bindegewebselementen des Organes. Die Muskelfasern treten zuerst als feine, geschlängelt oder auch gerade verlaufende Linien

auf, die an Dicke zunehmend zu den kräftigen Fasern werden. Als Geschlechtskloake oder Sinus genitalis lässt sich, wie es auch üblich ist, ganz passend die grübchenartige Vertiefung oder Einsenkung der äußeren Körperfläche bezeichnen, in deren Grunde der Samenleiter und die Vagina nach außen münden. Die ersten Anfänge dieser Vertiefung werden bemerkbar, sobald die der Körperoberfläche zuwuchernden Anlagen des Cirrusbeutels — mit dem in ihm verlaufenden Vas deferens — und der Vagina bis dicht unter die äußere Cuticula gelangt sind. Während nun in den beiden soliden Strängen sich die Lumina ausbilden und schließlich nach außen durchbrechen, vertieft sich die anfänglich ganz flache Einsenkung zur deutlichen Geschlechtskloake. Es fragt sich nun, durch was für einen Vorgang dieser Sinus sich bildet? Mir scheint die folgende Erklärung die ungezwungenste und wahrscheinlichste: während die Proglottis in ihrem Wachsthum, d. h. in ihrer Volumzunahme stetig fortschreitend sich nach allen Dimensionen des Raumes ausdehnt, hört an dem einen Punkte ihrer Oberfläche, an dem die wachsenden Anlagen des Cirrusbeutels und der Vagina sie erreichen, diese Ausdehnung auf und zwar wohl in Folge eines Zuges, den die nur noch langsam in die Länge wachsende embryonale Gewebemasse auf diesen mit ihr verbundenen Punkt der Körperoberfläche ausübt; dieses Stück der Oberfläche wird daher in Kurzem von der Umgebung umwachsen, umwallt werden, es wird scheinbar einsinken. Ich vermeide es absichtlich, von einer »Einstülpung« der Körperoberfläche zu reden, ein Ausdruck, der bei ähnlichen Vorgängen oft gebraucht wird. Es könnte dieser Ausdruck gar zu leicht die Vorstellung erwecken, als handele es sich bei der Bildung des Sinus entweder um eine von außen her auf einen Theil der Körperoberfläche einwirkende und diesen einstülpende Kraft — welche nicht vorhanden ist — oder um ein aktives Vordringen des betreffenden Abschnittes der Körperoberfläche gegen das Parenchym — ein gänzlich unverständlicher Vorgang.

Die Vagina. Von den drei Strängen, in die die primäre Genitalanlage zerfällt, tritt der ventrale, die Anlage der Vagina, zuerst als gesondertes, selbständiges Gebilde auf (vgl. Fig. 4). Der Strang beginnt vorn an der knopfartig angeschwollenen Anlage des Cirrusbeutels und geht am hinteren Ende der Genitalanlage in die noch nicht differenzirte Masse von freien Zellkernen über. Was ich über die Entwicklung des Vas deferens angeführt, trifft im Allgemeinen auch für die Vagina zu. Auch hier sondern sich die Elemente des Stranges in eine centrale Masse, die in der schon geschilderten Weise zum Epithelrohr wird und eine dieses umgebende Schicht, aus

der die Muskulatur des Organes hervorgeht. Der Strang der Vaginaanlage zieht in fast ganz gerader Richtung durch die Proglottis und behält bekanntlich auch im ausgebildeten Zustande dieselbe Richtung. Nur am hinteren Ende treten leichte Schlängelungen auf, während das vordere mit scharfen Winkeln nach der Ventralfläche abbiegt und in die Geschlechtskloake mündet.

Nach Leuckart wird die innere Auskleidung des Kanales »von einer dünnen, aber scharf gezeichneten Cuticula gebildet, die sich am Scheideneingange in die Cuticularbedeckung des Körpers fortsetzt«. Diese Angabe bezieht sich auf das entwickelte Organ. In jungen Proglottiden suchte ich in der Vagina vergeblich nach einer Cuticula, ja auch in Gliedern, deren Uterus schon Eier in beträchtlicher Anzahl enthielt. Auf Querschnitten durch eine ganz reife Proglottis aber erkannte ich die Cuticula in der Vagina als scharfe, feine Linie; das dieselbe ausscheidende Epithel scheint aber nicht — wie dieses im Endabschnitt des Samenleiters der Fall ist — gänzlich zu schwinden[1]. Im hinteren Abschnitt ist die Vagina auch schon in jungen Proglottiden stark erweitert, eine »Samentasche (Receptaculum seminis)« bildend.

Der Uterus. Erst nach Differenzirung der beiden Stränge, aus denen der Samenleiter und die Vagina in der schon geschilderten Weise hervorgehen, nimmt die zwischen ihnen liegende Masse von Kernen (vgl. Fig. 4 und 5) die Gestalt eines deutlicher begrenzten Stranges an, die Anlage des Uterus. Die weiteren Veränderungen führen zur Ausbildung eines Epithelrohres und der dasselbe umhüllenden Schicht von Kernen, Vorgänge, die in keiner Hinsicht von den schon oben bei Gelegenheit der Entwicklungsgeschichte des Samenleiters ausführlich dargestellten, abweichen. Die mächtig wachsende und sich ausdehnende Masse beginnt von der bisher eingehaltenen geraden Richtung abzuweichen, abwechselnd nach rechts und links Windungen zu beschreiben, wodurch die für das ausgebildete Organ so charakteristischen Schleifen, noch bevor die ersten Eier ins Lumen eintreten, zu Stande kommen.

In der schönen, schon erwähnten Untersuchung über Bothriocephalus latus theilt Stieda über den Uterus Folgendes mit: »An Gliedern, deren Uteruscanal mäßig mit Eiern gefüllt ist, erscheint das Lumen desselben mit einer oder zwei Reihen von Zellen ausgekleidet. In dem vollständig durch Eier ausgefüllten Kanal ist diese Zelllage nicht mehr

[1] Moniez macht (p. 148) die Angabe: »Le vagin du Bothriocéphale est garni de cils qui se prolongent jusqu'à la partie initiale du receptaculum seminis,« eine Angabe, die ich eben so wenig zu bestätigen vermag, wie die schon erwähnte desselben Autors über die Cilien im Lumen des Samenleiters.

zu sehen. — Die nächste Umgebung des Kanals ist bei mäßiger Füllung mit Eiern von Muskelfasern frei und wird nur durch die Bindesubstanz gebildet, was Eschricht als Kapsel oder kapselartige Umhüllung des Eibehälters beschrieb. Mit der Ausdehnung des Kanals schwindet nicht allein die oben erwähnte Zellenlage, sondern auch die in der Umgebung befindliche Bindesubstanz, so dass schließlich der Kanal nur von Muskelelementen umgeben erscheint. Für die Entleerung der Eier muss dieser Umstand gewiss von Wichtigkeit sein.« Gleich Stieda beschreibt auch Moniez zellige Wandungen des Uterus. Leuckart äußert sich folgendermaßen (p. 888): »Die Wand des Uterus wird von einer offenbar sehr dehnbaren und strukturlosen Haut gebildet, die namentlich in den engeren Windungen ihre Selbständigkeit deutlich erkennen lässt, mit zunehmender Weite aber zarter wird und immer weniger gegen die umgebende Bindesubstanz sich absetzt. Eine Epithelialbekleidung, wie Stieda und Moniez sie annehmen, fehlt. . . .« »Nach außen wird die Cuticularbekleidung des Fruchthälters von einer Zellenschicht umgeben, deren Konstituenten sich durch reichen Protoplasmagehalt, geringe Größe und dichte Gruppirung von den gewöhnlichen Bindegewebszellen unterscheiden. Bisweilen erinnern dieselben durch Aussehen und Form an die Subcuticularzellen. An den nur mäßig gedehnten Strecken des Kanales sind sie weit schärfer ausgeprägt, als an den weiten, und so massenhaft entwickelt, dass Eschricht die von ihnen gebildete Umhüllung als ein besonderes Organ (»Kapsel der Gebärmutter«) in Anspruch nehmen konnte.« Ich muss nun im Gegensatz zu Leuckart nochmals betonen, dass der Uterus in der That eine epitheliale Auskleidung besitzt, die selbst dann noch zu erkennen ist, wenn das Lumen des Organes durch Ansammlung von Eiern schon ganz beträchtlich erweitert wurde; die Entstehung[1] des Epithelrohres aus dem ursprünglich soliden Strange wurde schon oben erwähnt. Das Epithelrohr wurde umgeben von einer

[1] Nach Moniez, dem wir eine Reihe von Angaben über die Entwicklung der Geschlechtsorgane verschiedener Cestoden verdanken, tritt das Lumen in der soliden Uterusanlage, wie auch in der des Samenleiters und der Vagina (bei Leuckartia) durch Zerfall der centralen Zellen auf: »Le rudiment du vagin et celui du spermaducte se différencient très tôt. Ils se creusent d'un canal rempli de granulations diverses, dues sans doute, à la destruction des cellules centrales. . . .« »Matrice. Les cellules qui forment le rudiment centrale, cessent de se multiplier et toute sa partie centrale subit un dégénérescence granuleuse (Pl. III, Fig. 8 et 9), les parois qui restent ne sont plus formées que par une couche celluleuse peu épaisse.« Ich habe für Bothriocephalus latus eine andere Art der Lumenbildung in den betreffenden Organen beschrieben; eine Degeneration, einen Zerfall der central gelegenen Elemente der Stränge habe ich nicht konstatiren können.

mächtigen Schicht dicht an einander lagernder Kerne (vgl. Fig. 18). Das zwischen den Kernen gelegene Protoplasma nimmt bald, während die Kerne nach außen rücken und so einen größeren Raum zwischen sich und dem Epithelrohr lassen, ein eigenthümlich streifiges Aussehen an.

Durch allmähliche Ansammlung von Eiern im Uterus werden seine Wandungen ausgedehnt, die Kerne der äußeren Wandschicht rücken in Folge dessen weiter aus einander und es wird nun auch möglich einzelne Zellkörper zu unterscheiden. Die ganze Wandung des Uterus, die also aus zwei Schichten, einer äußeren und dem inneren Epithel besteht, macht im Verlauf der weiteren Entwicklung eine vollständige Metamorphose durch. Das ganze Epithel schwindet — in vollständig reifen Proglottiden, deren Uterus strotzend mit Eiern gefüllt ist, vermochte ich keine Spur mehr desselben zu finden; eine feine Cuticula, zweifellos ein Umwandlungsprodukt des früheren Epithels, kleidet das Lumen aus. Im Endabschnitt des Samenleiters sahen wir gleichfalls das Epithel bei allmählicher Ausscheidung einer dicken Cuticula schwinden; im Uterus aber erreicht die Membran nie eine solche Mächtigkeit. Was das Schicksal der äußeren Wandschicht betrifft, so vermag ich keine positiven Angaben zu machen, vermuthe jedoch, dass die Elemente derselben — wenigstens zum Theil — in Muskelfasern umgebildet werden. Die primären Anlagen des Samenleiters, der Vagina und des Uterus zeigen die größte Übereinstimmung in ihrem Baue: ein centraler Kernstrang wird von einer äußeren Schicht in spärliches Protoplasma gebetteter Kerne umgeben; aus dem centralen Strang geht bei allen drei Organen in übereinstimmender Weise ein Epithelrohr hervor, aus der äußeren Schicht sahen wir beim Vas deferens und der Vagina Muskelelemente sich entwickeln. Es liegt daher nahe, schon a priori anzunehmen, dass auch beim Uterus die analoge Schicht den gleichen Umwandlungsprocess durchmache. Ich kann diese Ansicht nur durch Folgendes stützen: während der Uterus sich nach allen Seiten hin ausdehnt, drängt er die dorsoventralen Muskelfasern vor sich her; die Fasern legen sich den Uterusschlingen an, wobei sie oft stark bogenförmig von ihrer ursprünglichen geraden Richtung abgedrängt werden. Der Uterus erhält so gewissermaßen muskulöse Wände, welcher Umstand für die Entleerung der Eier »gewiss von Wichtigkeit« ist. In den ganz reifen Gliedern findet man nun aber die Wandungen des Uterus durch so zahlreiche Muskelfasern gebildet, dass dieselben wohl kaum auf die dorsoventrale Muskulatur der Proglottis allein zurückzuführen sind; es kommt noch der Umstand hinzu, dass zugleich die Kerne in der ursprünglichen äußeren Wandschicht immer mehr schwin-

den. Es scheint mir daher sehr wahrscheinlich, dass eine Umwandlung der äußeren Schicht zu muskulösen Elementen stattfindet.

Im hinteren Theil der Proglottis treten bekanntlich die Vagina, und zwar ihr als »Samentasche« bezeichneter, stark erweiterter Abschnitt und das hintere Ende des Uterus durch einen Verbindungskanal, der den gemeinschaftlichen Ausführungsgang der Ovarien so wie den der Dotterstöcke aufnimmt, in kontinuirlichen Zusammenhang. Wenn der Untersuchung und richtigen Erkenntnis dieser Verhältnisse schon im vollständig entwickelten Gliede große Schwierigkeiten im Wege stehen — wofür die widersprechenden Angaben der Autoren und die erst allmählich erzielte Einigung der Anschauungen beredtes Zeugnis ablegen — so gilt dieses in noch viel höherem Grade für die Untersuchung des Entwicklungsganges. Ich will die Resultate meiner Beobachtungen in Kürze anführen. Während die Uterus- und Vaginaanlage im größten Theil ihres Verlaufes schon deutlich die Differenzirung in das centrale Epithelrohr und die äußere Wandschicht zeigen, gehen sie an ihrem hinteren Ende in eine noch ganz gleichförmige Masse dichtgedrängter Kerne über. In dieser Masse sondert sich nun, dem Verlauf des späteren Verbindungskanales zwischen Uterus und Vagina entsprechend, ein Kernstrang ab, der in bekannter Weise zum Epithelrohr wird, während die dasselbe umgebenden Elemente in Muskelfasern umgewandelt zu werden scheinen. Der Epithelstrang tritt jedoch nicht in seinem gesammten Verlaufe sofort als zusammenhängendes Ganze auf, sondern — und dieser Umstand erschwert sehr die Orientirung — in Gestalt einzelner unregelmäßiger Kernanhäufungen, die allmählich erst zusammenfließen. Aus gleichen Kernansammlungen, die zu Strängen werden, bilden sich die in den Verbindungskanal mündenden Endstücke der Drüsenausführungsgänge — der Ovarien und Dotterstöcke.

Die Drüsen des Geschlechtsapparates.

Da die erste Anlage der Hoden, der Ovarien und Dotterstöcke eine so vollständig übereinstimmende ist, dass es ganz unmöglich wäre zu entscheiden, ob aus dieser oder jener primären Anlage etwa Elemente des Hodens oder der Dotterstöcke sich entwickeln, falls nicht der Ort der Entstehung einen sicheren Anhalt böte, will ich zunächst in allgemeinen Zügen die Entstehung der Drüsen überhaupt charakterisiren. Schon in sehr jungen Proglottiden von etwa 1,5 bis 2,0 mm Breite erkennt man die ersten Drüsenanlagen in kleinen Anhäufungen von Kernen; in der Rindenschicht entstehen sie der späteren Lage der Dotterstöcke entsprechend, in der Mittelschicht der der

Hodenbläschen und — jedoch erst später auftretend — der der Ovarien. Die Kerne unterscheiden sich in keiner Hinsicht von denen des übrigen Parenchyms, die Drüsen entwickeln sich gleich allen übrigen Bestandtheilen des gesammten Geschlechtsapparates aus der Körpergrundsubstanz der jungen Proglottiden, diesem »Gewebe von embryonalem Charakter«.

Um die einzelnen Kerne sondert sich ein Zellkörper aus dem umgebenden Protoplasma ab und eine jede derartige Zellanhäufung wird von einer äußerst zarten Membran umgeben, an der hier und da wieder Parenchymkerne lagern. Auch die feinen Ausführungsgänge dieser so gebildeten Bläschen besitzen als Wandung eine gleiche Membran, ein Produkt des sie umgebenden protoplasmatischen Parenchyms. Die Zahl der Elemente in solch einem Bläschen wächst schnell an; es ist mir nicht möglich gewesen, an meinen Präparaten Theilungsvorgänge direkt zu beobachten, doch findet zweifellos eine lebhafte Vermehrung statt. — Was nun die weiteren Schicksale dieser primären Anlagen betrifft, so gehe ich hier auf die Entwicklung der Spermatozoen nicht näher ein; es erfordert diese Frage eine ganz specielle Untersuchung. Ich will jedoch der Vollständigkeit wegen anführen, zu welchen Resultaten Moniez, der diesen Gegenstand in einem besonderen Kapitel seiner großen Arbeit behandelt, gelangt ist. Nach Moniez geht aus den Hodenzellen — die Beobachtungen sind hauptsächlich an Taenia cucumerina gemacht — durch einen Akt endogener Zellbildung eine große Zahl von Tochterzellen hervor; von diesen erzeugt eine jede in derselben Weise eine Anzahl Zellen und diese erst werden zu Spermatozoen.

Die Umwandlung der parenchymatösen Elemente zu Dotterzellen lässt sich ohne erhebliche Schwierigkeiten verfolgen. Die anfänglich rundlichen oder ovalen Zellen werden durch gegenseitigen Druck polyedrisch; ihr Protoplasma erscheint getrübt und es treten in demselben bald stark lichtbrechende Tröpfchen und Körnchenbildungen auf, die schließlich das ganze Protoplasma derart erfüllen, dass der Kern gar nicht mehr oder nur schwer erkennbar ist. In ganz ähnlicher Weise geht die Bildung der Eizellen vor sich, nur dass hier das Protoplasma der enorm an Umfang zunehmenden Zellen stets fein granulirt bleibt. Es wird durch Alaunkarmin intensiv gefärbt, so dass auf Schnitten die Eizellen den Eindruck dunkler Scheiben machen. Während die Hoden- und Dotterbläschen stets isolirt bleiben, fließen die primären Ovarialanlagen zu langen, vielfach gewundenen Schläuchen zusammen, deren Wand an einzelnen Stellen durch eine Eizelle stark vorgewölbt wird, daher man auf Schnitten oft Eizellen findet, die ringsum von einer

feinen Membran umgeben sind, also allein in einem kleinen Bläschen zu liegen scheinen (vgl. Fig. 10).

Die Hoden, Ovarien und Dotterstöcke treten durchaus unabhängig von der primären Genitalanlage auf. Für die Hoden und Dotterstöcke gilt dieses zweifellos; schwieriger liegen in dieser Hinsicht die Verhältnisse in Betreff der Ovarien, da diese Organe in unmittelbarer Nähe des hinteren Endes der Genitalanlage auftreten. Doch glaube ich auch für diese Drüsen die selbständige Entstehung behaupten zu können. Die ersten Ovarialbläschen, die allmählich zu Schläuchen und größeren Massen zusammentreten, erscheinen zerstreut im Parenchym und nicht als Sprossungen der primären Genitalanlage. Die Ausführungsgänge entstehen in ihren Endabschnitten, wie schon oben erwähnt, als Stränge, in denen allmählich ein Lumen erscheint; doch auch diese Stränge sind nicht Wucherungen oder Sprossungen der Anlage des Verbindungskanales zwischen Uterus und Vagina.

Und nun zum Schluss das Wenige, was ich über die Schalendrüse anzuführen habe: während der Verbindungskanal zwischen Uterus und Vagina sich allmählich entwickelt, treten in seiner Umgebung die ersten Elemente der Drüse als auffallend blass tingirte Zellen auf. Da hier die Parenchymkerne äußerst dicht gedrängt liegen, ist es mir nicht gelungen, genauer die Umwandlung der Parenchymelemente — denn um eine solche handelt es sich ja zweifellos — zu den birn- oder eiförmigen Drüsenzellen zu verfolgen.

Wie im Vorhergehenden ausführlich erörtert wurde, entwickelt sich das gesammte Geschlechtsorgansystem aus dem Parenchym. Die erste Anlage tritt in einer Entfernung von etwa 1 cm hinter dem Kopfe auf, streckt sich allmählich in die Länge und noch »in einer Entfernung von etwa 10 cm hinter dem Kopfe sieht man dieselbe als einen dunklen, wenig begrenzten Längsstreifen in der Mittellinie der Glieder hinziehen. Später, wenn (3—4 cm weiter abwärts) die Kontouren schärfer hervortreten, bemerkt man am Vorderende des Streifens dicht hinter dem Gliedrande eine rundliche Ansammlung von Zellen, die kopfartig der übrigen Masse aufsitzt (Leuckart).« In den folgenden Proglottiden beginnt die Differenzirung der »späteren Geschlechtswege mit den zugehörigen Ausführungsapparaten« und in einer Entfernung von etwa 45—50 cm hinter dem Kopfe konnte ich deutlich die äußeren Geschlechtsöffnungen erkennen — eine Angabe, die mit der Leuckart's gut übereinstimmt. Dass die Hoden und Dotterstöcke schon sehr frühzeitig in ihrer ersten Anlage erkennbar werden, hob ich schon bei Besprechung der Drüsenentwicklung hervor; später

treten die Ovarien auf: in einer Entfernung von 30 cm hinter dem Kopfe sind sie schon sichtbar.

Triaenophorus nodulosus Rud.

Die Entwicklung der Geschlechtsorgane stimmt in allen wesentlichen Fragen so vollständig mit den bei Bothriocephalus latus gefundenen und schon ausführlich geschilderten Verhältnissen überein, dass ich, um Wiederholung zu vermeiden, nur das Wichtigste kurz zusammenfassen will [1].

Die Anatomie der Geschlechtsorgane ist in der schon genannten Arbeit Zograf's eingehend behandelt worden, auch finden sich in derselben Angaben über die Entwicklung des in Frage stehenden Organsystems. Wie bei Bothriocephalus finden wir auch bei Triaenophorus drei Geschlechtsöffnungen, eine flächenständige für den Uterus und am Seitenrande gelegen die des Vas deferens und der Vagina — wodurch Triaenophorus an die Tänien erinnert. In der Lagerung der Drüsen stimmt Triaenophorus auch darin mit Bothriocephalus überein, dass die Dotterstöcke der Rindenschicht, die Ovarien und Hodenbläschen dem Parenchym der Mittelschicht eingelagert sind. Die Hodenkanälchen vereinigen sich in dem gewundenen Vas deferens, das den muskulösen Cirrus durchsetzend nach außen mündet. Das zweilappige Ovarium sowie die Dotterstöcke entleeren ihre Produkte in den knäuelartig gewundenen Eileiter, der einerseits in die Vagina übergeht, andererseits mit dem kurzen, dicken, etwa birnförmigen Uterus in Verbindung steht.

Als erste Anlage der Geschlechtsorgane erscheint — in etwa 2 cm Entfernung hinter dem Kopfe — eine Anhäufung von Parenchymzellkernen, die bald zu einem schmalen Querstreif wird. Die weiteren Veränderungen lassen sich auf den in Fig. 22—24 dargestellten Flächenschnitten verfolgen. In Fig. 22 sehen wir eine Anzahl der erwähnten primären Anlagen, die alternirend nach beiden Seiten gerichtet sind. Schon an dem mit α bezeichneten Streif sehen wir eine Verdickung auftreten, die sich allmählich stärker entwickelt und bei β als rundliche, von dem Querstreif gesonderte Kernmasse δ deutlich zu unterscheiden ist; der ursprünglich einheitliche Kernstreif wird gleichsam in zwei Abschnitte gegliedert, deren einer dem Seitenrande des Körpers zuwuchert — die gemeinsame Anlage des Cirrus und der

[1] Die von mir untersuchten Exemplare waren sämmtlich noch nicht vollständig geschlechtsreif; ich kann daher im Folgenden nicht auf die histologischen Verhältnisse des Geschlechtsapparates so ausführlich eingehen, wie es bei Bothriocephalus geschah.

Vagina — während der andere, mehr im Centrum der Fläche gelegene, an seinem Ende stark anschwillt — die erste Anlage des Eileiters (*el*) mit dem kurzen birnförmigen Uterus (*u*).

Die oben mit *ð* bezeichnete Kernanhäufung repräsentirt die Anlage des Ovariums sowie des stark gewundenen Abschnittes des Eileiters. Verfolgen wir nun im Einzelnen die weiteren Umwandlungen der so kurz charakterisirten Gebilde.

Der Theil der primären Anlage, aus dem der Cirrhus und die Vagina hervorgehen, zerfällt in zwei neben einander hinziehende Stränge: dieselben sind schon auf dem Stadium der Fig. 23 deutlich von einander gesondert, auf der Figur aber nicht beide sichtbar, da sie nicht in einen Flächenschnitt fallen; die Anlage der Vagina liegt hinter der hier allein getroffenen des Cirrhus. In jedem der beiden Kernstränge gruppiren sich die Elemente zu einem centralen soliden Strang und einer diesen umgebenden Schicht, aus denen in der schon bei Bothriocephalus geschilderten Weise ein centrales Epithelrohr und die Elemente der Wandung hervorgehen. Unterdessen entwickelt sich aus dem mittleren Theil der oben mit *ð* bezeichneten Kernanhäufung ein außerordentlich stark gewundener Strang, der Eileiter, der sowohl mit der Vaginaanlage als auch mit dem Uterus durch den kurzen, fast ganz gestreckt verlaufenden Strang *el* in Verbindung steht. Die Eileiteranlage zeigt in ihrem gesammten Verlaufe sehr bald den so charakteristischen, zum Epithelrohr werdenden Strang und die denselben umgebende Wandschicht. Der Uterus besteht auch auf den letzten Schnitten meiner Serien noch aus einer birnförmigen Masse von dicht gedrängten Zellkernen, die von einer aus gleichen Elementen gebildeten Schicht umgeben ist; das stumpfe, abgerundete Ende steht mit dem Eileiter in Verbindung, während das spitze der Außenfläche des Körpers zuwuchert.

Während der Knäuel der Eileiterwindungen aus dem mittleren Theil der Anlage *ð* sich hervorbildet, dehnen sich die seitlichen Theile derselben flügelartig aus — die Anlage des lappigen Ovariums. Untersucht man diese Verhältnisse nur an Flächenschnitten und bei schwacher Vergrößerung, so hat es den Anschein, als wüchsen diese »Flügel« aus der recht scharf begrenzten Anlage hervor, als seien alle Elemente des späteren Ovariums auf die der ersten einheitlichen Genitalanlage zurückzuführen. Die genaue Untersuchung mit stärkeren Systemen aber lässt eine solche Auffassung nicht zu. Die Anlage der Ovarien wächst dadurch, dass allmählich in ihrem Umfange immer mehr Elemente des indifferenten Parenchyms zu Eiern und Eischläuchen umgewandelt werden. Man findet in der Umgebung der noch gering ent-

wickelten Ovarien im Parenchym zerstreut isolirte Kerngruppen, die allmählich zu Eischläuchen werden und zusammenfließend die Anlage der Ovarien vergrößern, während im umgebenden Parenchym der gleiche Umwandlungsprocess stetig fortschreitet. Ein Theil der späteren Ovarien ist gewiss aus der Kernanhäufung *ð* hervorgegangen, d. h. es beginnt hier zuerst die Umbildung von Parenchymelementen zu Eizellen. Ich betone dieses Alles, um auch an dieser Stelle der Auffassung entgegenzutreten, dass die Geschlechtsorgane der Cestoden von ganz bestimmten Zellgruppen herzuleiten seien, aus einer bestimmten einheitlichen Anlage etwa durch Sprossung hervorwüchsen, eine Auffassung, zu der eine weniger eingehende Untersuchung, zumal wenn sie nur an Quetschpräparaten geführt wird, wohl verleiten könnte. Über die Entwicklung der Dotterstöcke aus Parenchymelementen der Rinden- und der Hodenbläschen aus solchen der Mittelschicht habe ich nichts zu berichten, was mit dem über Bothriocephalus Mitgetheilten nicht Übereinstimmung zeigte.

Zum Schlusse fasse ich jetzt die Angaben zusammen, die wir über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Tänien besitzen. Es kommen hierbei hauptsächlich die an den beiden großen, den Menschen bewohnenden Tänien gemachten Beobachtungen Sommer's[1] und Leuckart's in Betracht. In kurzer Fassung hat Leuckart die in Frage stehenden Vorgänge folgendermaßen geschildert (p. 564—566): »Die ersten Anzeichen der beginnenden Geschlechtsentwicklung trifft man bei Gliedern von ungefähr 2,5 mm Breite und 0,3 mm Länge, die in einer Entfernung von etwa 6—10 cm hinter dem Kopfe liegen und der ersten Hälfte des dritten Hunderts angehören. Man sieht in diesen Gliedern von der Mitte bald der einen, bald auch der anderen Seite einen ziemlich breiten Parenchymstreifen in querer Richtung bis zur Medianlinie hinziehen.« Es verdickt sich dann das mediale Ende des Parenchymstreifens und wächst zu einem Längsstreifen aus, »der in der Mittellinie des Gliedes fast bis zum Vorderrande sich verfolgen lässt und augenscheinlicherweise das erste Rudiment des Fruchthälters darstellt. In dem Querstreifen haben wir dagegen nicht etwa bloß die spätere Scheide oder den Samenleiter vor Augen, sondern die gemeinsame Anlage dieser beiden Gebilde, wie man auf das Bestimmteste daran erkennt, dass die Ränder des Streifens durch Aufhellung der Zwischensubstanz und gleichzeitige saumartige Verdickung allmählich immer bestimmter sich in zwei strangförmige Organe aus einander legen, die,

[1] Sommer, Über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Taenia mediocanellata (Küchenmeister) und Taenia solium (Linné). Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.

wenn auch einstweilen nur unvollständig getrennt und mit der Masse des Fruchthälters noch in Zusammenhang, doch jetzt schon deutlich als Vas deferens und Vagina sich zu erkennen geben«. Etwa im 400. Gliede erscheinen dann die ersten Anlagen der keimbereitenden Organe. »Sie markiren sich zunächst dadurch, dass das bis dahin fast homogene und durchsichtige Parenchym ein mehr körniges Aussehen annimmt. Die Zellgruppen, von denen dasselbe herrührt, sind Anfangs allerdings nur klein und überall von gleichem Aussehen, in der oberen und unteren Hälfte der Glieder aber verschieden angeordnet, so dass man schon frühe die männlichen und weiblichen Keimorgane von einander unterscheiden kann.« Was ich auf Grund eigener Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Tänien anzuführen habe, ist nur gering. Mir standen Taenia cucumerina, die ein ungünstiges Objekt ist — die Differenzirung der Geschlechtsorgane beginnt schon in den noch sehr jugendlichen Proglottiden, in denen die Elemente außerordentlich dicht gedrängt liegen, wodurch die Untersuchung sehr erschwert wird — sowie einige unvollständige Gliederketten der Taenia crassicollis zur Verfügung. Da meine Beobachtungen an diesem Material lückenhafte sein mussten, gehe ich auch nicht näher auf die Resultate derselben ein; ich hätte übrigens dem bisher über Bothriocephalus und Triaenophorus Mitgetheilten nichts Wesentliches hinzuzufügen — nur einen Punkt werde ich noch zu berücksichtigen haben.

Wenn ich jetzt zum Schlusse die wesentlichsten Resultate meiner Untersuchungen kurz zusammenfasse, so habe ich erstens nochmals die Thatsache hervorzuheben, dass der gesammte Geschlechtsapparat der Cestoden[1], also sowohl die Ausführungsgänge und Geschlechtswege als auch die keimbereitenden Organe, aus Parenchymelementen, d. h. Elementen des als Gewebe von embryonalem Charakter charakterisirten Parenchyms der jungen Proglottiden hervorgeht. Dieselbe Anschauung vertritt Moniez und scheint auch das Resultat der neuesten Untersuchungen Zschokke's[2] zu sein. Zweitens betone ich, dass die Geschlechtsorgane nicht aus einer einheitlichen Anlage sich entwickeln, nicht auf eine bestimmte Zellgruppe zurückzuführen sind; sondern im Allgemeinen der Lage der ausgebildeten Organe entsprechend als zum Theil von ein-

[1] Mir scheint diese Verallgemeinerung der von mir durch die Untersuchung nur weniger Formen gewonnenen Resultate berechtigt.

[2] Zschokke, Studien über den anatomischen und histologischen Bau der Cestoden. Vorl. Mittheilung. Centralbl. für Bacteriologie und Parasitenkunde. I. Jahrg. 1887. I. Bd. Nr. 6 und 7.

ander ganz unabhängige Anlagen im Parenchym auftreten. Ich habe bei dieser Thatsache — denn dafür halte ich die eben ausgesprochene Ansicht — noch einen Augenblick zu verweilen, da Leuckart anderer Anschauung zu sein scheint. Leuckart sagt (p. 898) bei Besprechung der Entwicklung des Geschlechtsapparates bei Bothriocephalus latus, dass neuere Untersuchungen ihn davon überzeugt hätten, dass die auch von ihm früher gehegte und bei Gelegenheit seiner »Darstellung von der Genitalentwicklung der Taenia saginata (p. 564)« ausgesprochene Ansicht, dass die primäre Anlage der Geschlechtsorgane »zunächst nur in die Leitungsapparate sich umwandle, und die keimbereitenden Genitalien, die anscheinend selbständig entstanden, denselben erst nachträglich sich anfügten«, irrthümlich sei, dass »vielmehr auch die keimbereitenden Geschlechtsorgane den Zellen der ersten Anlage ihren Ursprung verdanken«. »Mit aller Sicherheit« — fährt Leuckart fort — »kann ich das allerdings zunächst nur für die Ovarien und den Dotterstock der Taeniaden behaupten, doch lässt der Umstand, dass auch die Vasa efferentia, wenigstens die größeren Stämme derselben, durch Ausstrahlungen des Samenleiters ihren Ursprung nehmen, für die Hodenbläschen ein Gleiches vermuthen.«

Was nun zunächst die Dotterstöcke betrifft, so habe ich in vorliegender Arbeit gezeigt, dass diese Organe bei Bothriocephalus und Triaenophorus durchaus unabhängig von der primären Genitalanlage entstehen, dass ihre ersten Anlagen zerstreut im Parenchym der Rindenschicht erscheinen zu einer Zeit, da die primäre Genitalanlage in der Mittelschicht noch keineswegs weitgehende Differenzirungen erfahren hat, zu einer Zeit, da die Ausführungsgänge der Dotterstöcke, die doch den Zusammenhang zwischen den später aus der primären Genitalanlage sich hervorbildenden Organen und den Dotterstöcken bilden, überhaupt noch gar nicht sich entwickelt haben. Es ist leicht, auch für die Hodenbläschen mit voller Sicherheit den gleichen Nachweis, d. h. der selbständigen Entstehung im Parenchym der Mittelschicht an guten Schnittserien zu führen. Auf diese sicheren Thatsachen gestützt, ließe sich schon a priori folgern, dass nicht nur für die beiden genannten Formen, sondern auch für die übrigen Cestoden eine Entwicklung der Geschlechtsorgane aus einer einzigen, einheitlichen Anlage nicht die Regel sei. In der That muss ich auch für die Tänien behaupten, dass die Hodenbläschen wie bei Bothriocephalus und Triaenophorus, d. h. unabhängig von der primären Genitalanlage entstehen. Was die Ovarien betrifft, so ist es schwieriger, ihre Entstehungsweise zu ermitteln, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil sie in unmittel-

barer Nähe der primären Genitalanlage entstehen, nicht wie z. B. die Dotterstöcke bei Bothriocephalus in einer von dieser weit abliegenden Region der Proglottis. Zunächst will ich daran erinnern, dass wir in der ersten Anlage der Geschlechtsorgane, der »primären Genitalanlage« nicht ein scharf begrenztes Gebilde zu sehen haben, das etwa zu dem umgebenden Parenchym, aus dessen Elementen es ja hervorgeht, in einem morphologischen Gegensatz stände. Ein solcher Gegensatz entwickelt sich erst, wenn die Geschlechtsanlage, die bisher nur eine Anhäufung von Parenchymelementen, durch eine lokale besonders starke Vermehrung derselben hervorgerufen, darstellt, sich zu verschiedenen Organen zu differenziren beginnt. Die primäre Genitalanlage wächst nicht oder doch nicht nur durch Vermehrung ihrer Elemente, sondern auch dadurch, dass immer neue Elemente des umgebenden Parenchyms rege proliferirend mit ihr verschmelzen. Wenn nun in der Peripherie der sich so stetig ausdehnenden Genitalanlage einzelne Elemente sich zu Bestandtheilen des späteren Ovariums umwandeln, so wird es ganz unmöglich sein zu entscheiden, ob diese aus der primären Genitalanlage oder aus dem Parenchym, unabhängig von jener, entstehen. Ich konnte daher, als ich oben die Entwicklung der Ovarien bei Triaenophorus besprach, angeben, dass diese Organe gewiss zum Theil aus dem Abschnitt δ der primären Genitalanlage hervorgehen, während sie durch allmähliches Hinzutreten anfänglich isolirt erscheinender Anlagen im umgebenden Parenchym weiter anwachsen. Es beginnt eben bei dieser Art, bei der die Ovarien in so unmittelbarster Nähe des gewundenen Eileiters liegen, auch die Entwicklung der Drüsen in der nächsten Umgebung des letzteren. Bei Bothriocephalus liegen die Ovarien freier; ich sah dem entsprechend ihre ersten Anlagen zerstreut im Parenchym in der Umgebung des hinteren Endes der Genitalanlage auftreten.

Ich fasse also, was ich in Betreff der Entwicklung des Geschlechtsapparates der Cestoden ermittelte kurz in folgender Weise zusammen: Die Entwicklung der Geschlechtsorgane beginnt mit der Anlage des Leitungsapparates; die keimbereitenden Organe treten später auf, und zwar entsprechend ihrer Lage in der ausgebildeten Proglottis bald in mehr oder weniger innigem Zusammenhange mit der Anlage des Leitungsapparates, bald gänzlich unabhängig von dieser.

Es bleibt mir nun noch die Aufgabe, die hier gewonnenen Resultate mit dem aus der Ontogenie verwandter Thierformen Bekannten zu vergleichen. Unsere Kenntnisse von der Entwicklungsgeschichte der Plathelminthen sind in der That noch äußerst unbefriedigende, und im

Besonderen gilt dieses für die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Organe und ganzer Organsysteme, wie für die hier in Betracht kommenden Geschlechtsorgane. Eine kurze Zusammenstellung der mir zu Gebote stehenden Angaben weist unter den nur spärlichen Beobachtungen noch höchst widersprechende auf; es ist daher nicht möglich, zu weitgehenderen Schlüssen zu gelangen, so lange das thatsächliche Beobachtungsmaterial nicht durch weitere Untersuchungen vergrößert worden ist.

Angaben über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Trematoden hat in neuester Zeit Schwarze[1] gemacht; es sind Beobachtungen über die ersten Genitalanlagen und deren weitere Differenzirung bei Cercarien. Der Autor beschreibt bei Cercaria armata v. Sieb. einen im Centrum des Körpers gelegenen Haufen von »kleinen, dichtgedrängten Zellen« als erste Anlage des Geschlechtsapparates. Dieser ursprünglich runde Genitalzellenhaufen streckt sich in die Länge und »zerfällt schließlich in drei gesonderte Gruppen, von denen jedoch die beiden hinteren durch schmale Stränge mit der vorderen in Verbindung stehen«. Durch Vergleichung der Cercarie mit dem jungen Distomum endolobum kommt der Autor zur Überzeugung, dass die vordere Zellgruppe »als die Anlage des späteren Ausführungsapparates, welcher zum größten Theil durch den Cirrusbeutel repräsentirt wird, anzusehen ist«. »Diese Deutung wird unterstützt durch das Verhalten dieses Organes bei der Cercaria ornata.« Weiter heißt es dann: »Der mittlere, aus dem ursprünglich einfachen Genitalzellenhaufen hervorgegangene Zellenkomplex bildet die Anlage des weiblichen Genitalsystems, des Ovariums und der Schalendrüse. . . . . Am weitesten nach hinten gerückt ist die Hodenanlage, welche unter dem centralen Exkretionsorgan, ungefähr wo die Blase sich gabelt, liegt. Ursprünglich ein einfacher Haufen, zerfällt diese Hodenanlage später in zwei gesonderte Zellgruppen durch eine mediane Spaltung. Der ganze Komplex der Hodenanlage ist kleiner, als der des Ovariums; die einzelnen Zellen sind jedoch, entsprechend dem früheren Eintritt der männlichen Geschlechtsreife, etwas größer als bei jenem. Im Übrigen gewähren die Zellen aller drei Gruppen einen völlig übereinstimmenden Anblick.« Also auch hier gehen im Grundgewebe des Körpers aus völlig gleichen Elementen die verschiedenen Theile des Geschlechtsapparates hervor, jedoch sind sie sämmtlich auf eine einheitliche Anlage zurückzuführen. Es finden sich auch sonst noch vereinzelte Angaben über Geschlechtsorgane bei Cercarien. So beschreibt Leuckart

[1] Schwarze, Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886.

bei Distomum duplicatum die Anlage von Hoden, Eierstöcken und Geschlechtsöffnungen. Ferner erwähnt DE FILIPPI bei Cercaria lophocerca »des rudiments d'organes sexuels sous la forme de trois masses vésiculaires«[1]. Auch ZIEGLER[2] beschreibt bei Bucephalus »mehrere Gruppen dicht gedrängter Zellen, deren Kerne sich intensiver färben als die der gewöhnlichen Zellen«. Er vermuthet darin »die noch undifferenzirten Anlagen der Fortpflanzungselemente producirenden Organe«. Über Turbellarien liegen einige, einander gänzlich widersprechende Angaben vor: so giebt HALLEZ[3] für Microstoma lineare und Stenostoma leucops an, dass die Ovarien aus dem Darmepithel hervorknospen, die Hoden vielleicht aus dem Ektoderm, wogegen A. LANG[4] Dotterstöcke, Hoden und Ovarien — bei Planaria torva — auf das Darmepithel zurückführt, welcher Ansicht IIJIMA[5] auf das entschiedenste entgegentritt. Nach Angabe des letzteren Autors entstehen die Geschlechtsorgane im Körperparenchym aus mesodermalen Elementen.

Dass auf Grund so weniger, einander noch widersprechender Angaben weitgehendere allgemeine Schlüsse nicht möglich sind, ist wohl verständlich.

Rostock, August 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVI und XVII.

Die Figuren wurden sämmtlich in ihren Kontouren mit der Camera lucida entworfen; die Fig. 1, 2, 3 und 8 bei Vergrößerung mit Öl-Immers. 1/18 ZEISS; die Fig. 10, 11, 13, 14, 15 und 16 bei Vergrößerung mit Syst. E, die Fig. 22, 23 und 24 mit Syst. AA; die sämmtlichen übrigen Figuren bei Vergrößerung mit Syst. DD.

In allen Figuren bedeutet:

U, Uterus; *V*, Vagina; *Vd*, Vas deferens; *Ct*, Cuticula; *Ep*, Epithel.

Die Fig. 22—24 stellen Schnitte durch Triaenophorus dar, alle übrigen solche, oder einzelne Theile derselben durch Bothriocephalus latus.

[1] FILIPPI, Mémoire pour servir à l'histoire génétique des Trématodes. 1854.

[2] ZIEGLER, Bucephalus und Gasterostomum. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.

[3] P. HALLEZ, Contrib. à l'hist. nat. des Turbell. Lille 1879. p. 40—41 (Trav. de l'Inst. zool. de Lille et de la Stat. marit. de Wimereux. II).

[4] LANG, Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. III. 1882.

[5] ISAO IIJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoelen (Tricladen). Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.

Fig. 1. Einzelne dorsoventrale Muskelfasern (*Mfs*) mit den Myoblasten (*My* aus einer älteren Proglottis; *Mk*, der Myoblastkern.

Fig. 2. Dieselben Elemente aus einer sehr jungen Proglottis.

Fig. 3. Einzelne, fast kugelförmige Myoblasten aus einem älteren Gliede.

Fig. 4 und 5. Theile von Querschnitten durch junge Proglottiden; in Fig. 4 beginnende Differenzirung der drei Stränge, in Fig. 5 Ausbildung des Epithelstranges in jedem derselben.

Fig. 6 und 7. Zwei auf einander folgende Querschnitte durch den vorderen Theil der Genitalanlage; der Epithelstrang ist in der Anlage des Vas deferens und der Vagina schon zum Epithelrohr geworden: Fig. 6; in Fig. 7 ist die Umbiegungsstelle der Vaginaanlage zur Ventralfläche der Proglottis getroffen.

Fig. 8. Theil eines Flächenschnittes durch eine Proglottis, die schon alle Theile des Geschlechtsapparates erkennen lässt. Die Myoblasten der dorsoventralen Muskelfasern erscheinen im Querschnitt getroffen. *Pp*, das protoplasmatische Maschenwerk des Parenchyms; *Pk*, die Parenchymkerne. *Coel*, die durch das Maschenwerk gebildeten Hohlräume, das Cölom.

Fig. 9. Theil eines Querschnittes durch eine Proglottis vom Alter der Fig. 6 und 7. Es ist die Stelle getroffen, an der das Vas deferens zum muskulösen Bulbus (*MB*) anschwillt.

Fig. 10 und 11. Theile eines reifen Ovariums.

Fig. 12. Querschnitt durch eine jugendliche Proglottis; die Kernanhäufung in der Mitte des Gliedes, die primäre Genitalanlage zeigt die ersten Anfänge der sich später differenzirenden drei Stränge; die ganze Mittelschicht durchsetzt von den dorsoventralen Muskelfasern mit den deutlich erkennbaren Myoblasten.

Fig. 13. Dotterkanäle mit in ihnen sich fortbewegenden Dotterelementen.

Fig. 14. Junger Ovarialschlauch.

Fig. 15 und 16. Dotterzellen auf verschiedener Entwicklungsstufe.

Fig. 17. Eintritt der Dotterelemente aus einem Dotterkanälchen in das weite Sammelrohr.

Fig. 18. Theil eines Querschnittes durch die Region der Uterusmündung.

Fig. 19. Ein dem vorigen entsprechender Schnitt durch eine bedeutend ältere Proglottis.

Fig. 20 und 21. Das im Cirrusbeutel verlaufende Endstück des Vas deferens auf zwei verschiedenen Entwicklungsstufen (vgl. den Text).

Fig. 22—24. Flächenschnitte durch Triaenophorus nodulosus (vgl. die Erklärung im Text).

Fig. 25. Theil eines Medianschnittes. *CB*, der Cirrusbeutel; *Vd ep*, das Epithel des Vas deferens und *Vep*, das der Vagina; ein Lumen ist in beiden Organen noch nicht erkennbar.

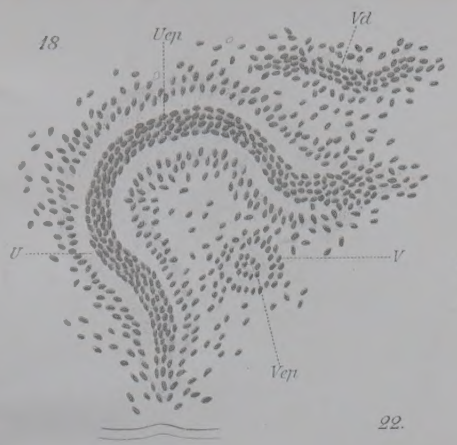
Fig. 26. Querschnitt durch den Cirrusbeutel.

Fig. 27. Theil eines Medianschnittes durch eine Proglottis, deren Geschlechtsorgane schon in allen Theilen ausgebildet sind. *RS*, der als Receptaculum seminis bezeichnete Abschnitt der Vagina.

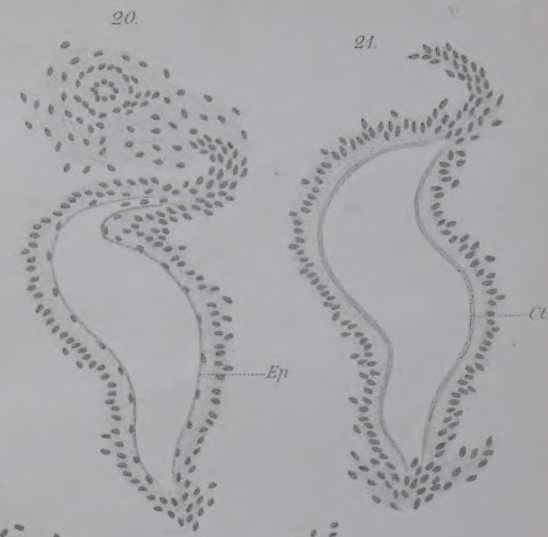
Fig. 28. Theil eines Querschnittes durch ein Glied vom Alter der vorigen Figur *HC*, ein in den Sammelgang (*Sg*) mündendes Hodenkanälchen.

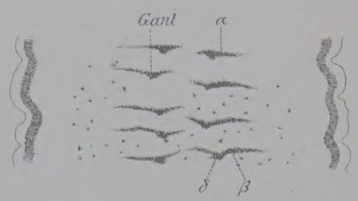
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

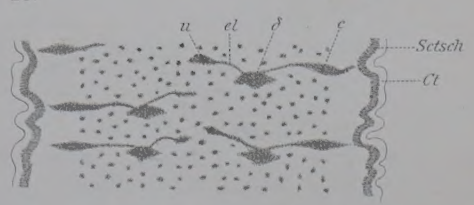
1.
Mfs
Mk
My
2.
My
Mfs
3.
Mfs
My
Mk
4.
Vd
U
V
5.
Vd
U
V
6.
Vd
V
7.
Vd
V
8
My
Coel
Pn
Mfs
Pk
Mfs
Pk
My
Mk
Mfs
9.
Vd
MB
Vd ep.
V
10.
11.
13.
14
12.
Rgm
Wgf
N
Pk
Lms
Setsch
Ct
15.
16.
17.

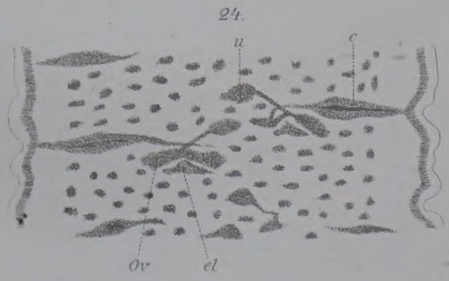

18.
Vd
Uep
U
V
Vep

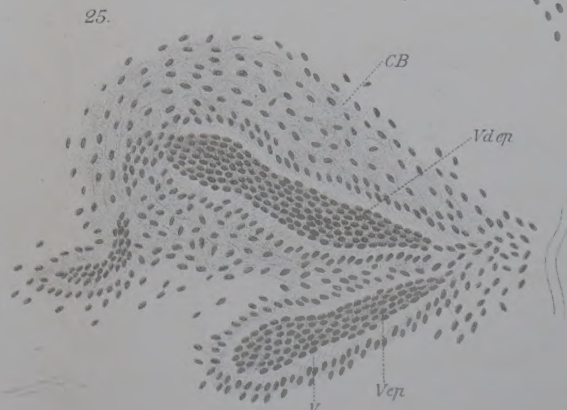
19.
Vd
Vd ep
Uep
U
Uep
V
U
V


20.
Ep
21.
Ct

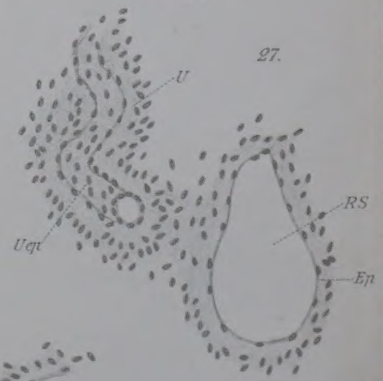

22.
Ganl
α
δ
β

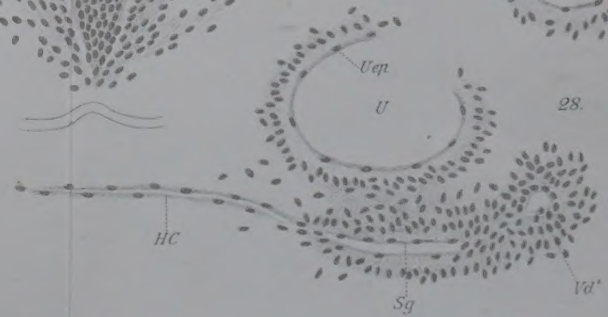

23.
u
el
δ
c
Setsch
Ct


24.
u
c
Ov
el


25.
CB
Vd ep
V
Vep

26.


27.
U
RS
Uep
Ep


Uep
U
28.
HC
Sq
Vd'